

Phosphorus and Nitrogen Limitation of Phytoplankton Growth in the Freshwaters of North America: A Review and Critique of Experimental Enrichments

James J. Elser, Erich R. Marzolf, and Charles R. Goldman

Division of Environmental Studies, University of California—Davis, Davis, CA 95616 USA

Elser, J. J., E. R. Marzolf, and C. R. Goldman. 1990. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1468–1477.

While phosphorus is generally considered to be the primary nutrient limiting algal growth in lakes, limitation of algal growth by nitrogen has been observed in freshwater. It is also commonly observed that the most pronounced phytoplankton responses to enrichment occur when both N and P are added together. This led us to re-evaluate nitrogen's status as a secondary nutrient in freshwater through a systematic literature search. In our survey of enrichment bioassays, we found considerable deficiencies in the degree to which investigators have applied sufficient replication, performed and reported statistical tests, and assessed seasonal and spatial differences in algal nutrient limitation. Given these limitations, however, we found that combined N + P enrichment enhanced algal growth much more frequently and more substantially than did addition of N or P singly. On average, the frequency and degree of algal response did not differ for P vs. N enrichment. From our review of whole-lake fertilizations, we concluded that the roles of N and P in constraining algal growth at the whole-lake scale have not been completely separated. However, examination of the distribution between treatments (+N, +P, +N, and P) of lake-years in which substantial algal growth response occurred indicated that combined N and P enrichment was required to consistently produce substantial algal growth response. A more important role than has previously been recognized for N as a limiting nutrient in freshwaters is indicated. We suggest that greater attention should be given to both P and N in the future.

Bien que le phosphore soit considéré en général comme le principal élément nutritif limitant la croissance des algues dans les lacs, on a remarqué que l'azote limitait la croissance des algues dans les eaux douces. On a observé généralement aussi que les réactions les plus marquées du phytoplancton à l'enrichissement se produisent lorsque l'azote (N) et le phosphore (P) sont ajoutés ensemble. Suite à ces observations, nous avons réévalué l'état de l'azote comme élément nutritif secondaire en eau douce par le biais d'une recherche systématique dans la littérature. Dans le cadre de nos études sur les essais biologiques d'enrichissement, nous avons relevé des lacunes importantes au niveau du nombre de répétitions des essais effectués par les chercheurs, des épreuves statistiques effectuées et de la déclaration des résultats, et de l'évaluation des écarts saisonniers et spatiaux au niveau de la limitation des éléments nutritifs des algues. Compte tenu de ces limites, toutefois, nous avons observé qu'un enrichissement combiné en N et P augmentait la croissance des algues beaucoup plus souvent et beaucoup plus substantiellement que l'addition de N ou de P seul. En moyenne, la fréquence et le degré de réaction des algues ne différaient pas pour l'enrichissement en P par rapport à l'enrichissement en N. D'après nos études sur la fertilisation d'un lac dans son ensemble, nous avons conclu que les rôles de N et du P en limitant la croissance des algues à l'échelle de tout un lac n'ont pas été complètement séparés. Toutefois, l'étude de la répartition entre les traitements (+N, +P, +N et P) du lac pendant les années au cours desquelles il y a eu une importante croissance des algues a montré qu'un enrichissement combiné à l'azote et au phosphore était nécessaire pour produire régulièrement une croissance importante des algues. L'azote en tant qu'élément nutritif limitant en eau douce mérite un rôle plus important que celui qui était prévu. Une plus grande attention devrait être accordée au phosphore et à l'azote dans l'avenir.

Received September 5, 1989

Accepted February 8, 1990

(JA297)

Reçu le 5 septembre 1989

Accepté le 8 février 1990

Study of the dynamics and effects of chemical nutrients in lakes has been one of the central themes of modern limnology (Goldman and Horne 1983; Wetzel 1983; Schindler 1988). Insights from these studies have produced some of the field's greatest practical successes — the recovery and prevention of culturally eutrophied lakes. The discovery of relatively strong empirical relationships between P loading rates and lake trophic status (Vollenweider 1976), along with experimental confirmation of P's primary role in promoting algal growth in a series of whole-lake nutrient addition studies in some Cana-

dian lakes (Schindler 1975, 1977), firmly established P as the central focus of biogeochemical and ecological studies in freshwater (Hecky and Kilham 1988). Concurrently, in the marine sciences, the emphasis on N as a limiting nutrient was increasing, resulting in a conventional view which assumes that freshwater systems are primarily limited by P while marine systems are N-limited.

While it is clear that P is of great importance as a limiting nutrient in freshwater ecosystems, many studies indicate that N can be both a primary limiting nutrient as well as a secondary